

УДК 576.893.19 : 597.1

ОСОБЕННОСТИ СПОРОГЕНЕЗА МИКСОСПОРИДИИ
KUDOA QUADRATUM,
ПО ДАННЫМ ЭЛЕКТРОННОЙ МИКРОСКОПИИ

А. В. Успенская

При электронно-микроскопическом исследовании спорогенеза у миксоспоридии *Kudoa quadratum* был выявлен ряд особенностей: развитие у споры особых с периодическим строением шапочек, двухклеточная спороплазма, меньшая клетка которой заключена внутри большей. Обсуждается вопрос о наличии у миксоспоридий гетерогамии или акцелерации развития.

Трофозоиты (вегетативные стадии) *Kudoa quadratum*, паразитирующей в мышечном волокне бычка *Myoxocephalus scorpius*, представлены крупными веретеновидными плазмодиями, поверхность которых снабжена тонкой плазматической мембраной и образует короткие микро-

ворсинки. Каждая особь проходит развитие в пределах одного мышечного волокна, вплоть до завершения спорообразования в плазмодии (Успенская, 1981, 1984). При этом, как было показано нами, паразит не вызывает лизиса мышечной ткани, окружающей зараженное волокно, а ограничивается разрушением и потреблением миофибрилл в пределах мембранны того волокна, в котором поселился (Успенская, 1981, 1982, 1984).

Как показали электронно-микроскопические исследования спорогенеза у *Kudoa quadratum*, он имеет ряд особенностей. В цитоплазме плазмодия формируется огромное количество спор, каждая из которых закладывается отдельно, а не по две в панспоробласте, как это часто наблюдается у миксоспоридий (рис. 1, 1; см. вкл.). Генеративные клетки у них округлые с гораздо более плотной цитоплазмой, чем окружающая их цитоплазма плазмодия (рис. 1, 2).

Первую стадию деления генеративной клетки точно нам проследить не удалось. В нашем материале встречались стадии с двумя и более клетками, лежащими в одной спорофорной вакуоли, которые несомненно являлись производными одной спорогенной клетки (рис. 1, 3, 4, 6). Однако осталось неясным, имеет ли здесь место образование двуклеточного панспоробласта с наружной вегетативной и внутренней спорогенной клетками или в связи с формированием единичных спор спорообразование начинается с деления генеративной клетки, играющей в данном случае роль споробласта или спорогенной клетки подобно тому, как это наблюдается, например, у *Ceratomyxa shasta* (Yamamoto, Sanders, 1979). Последовательные деления спорогенной клетки у *Kudoa quadratum* приводят к возникновению довольно рыхло соединенных друг с другом округло-ovalных клеток, которые сравнительно поздно, лишь при продвинутом морфогенезе, занимают свои места и соединяются друг с другом более тесно. Так например, капсулогенные зачатки можно видеть в еще рыхло расположенных округло-ovalных клетках, что говорит о том, что дифференцировка капсулогенных клеток происходит раньше, чем перемещение их на предназначенные для них места.

Наш материал, как уже говорилось, не дает нам уверенности в том, что спорогенез у *Kudoa quadratum* протекает без образования панспоробласта, так как в вакуоли, в которой находятся спорообразующие клетки, иногда можно видеть какие-то мелкие фрагменты то ли митохондрий, то ли других органоидов, что, может быть, свидетельствует о существовании в прошлом наружной обволакивающей клетки панспоробласта, которая у этого вида быстро дегенерирует (рис. 1, 4, стрелки).

Лом с соавторами (Lom e. a., 1983), описывая *Kudoa lunata*, у которой спорогенез протекает сходным с *K. quadratum* образом, считают, что у нее не образуется панспоробласта, а происходит агрегация спорогенных клеток. С нашей точки зрения, есть две возможные трактовки процесса: либо существует быстротечная стадия двуклеточного панспоробласта, наружная клетка которого быстро дегенерирует и вместо нее остается спорофорная вакуоль, иногда еще содержащая остатки этой клетки; либо образования панспоробласта не происходит, а генеративная клетка играет роль споробласта (спорогенной клетки). Генеративные клетки *K. quadratum* не имеют псевдоподий. Картини, приведенные на рис. 1, 1—4, как нам кажется, не подкрепляют представления об агрегации спорогенных клеток у этого вида миксоспоридий перед спорообразованием, а скорее говорят о делении генеративной клетки внутри спорофорной вакуоли.

Споры *K. quadratum* имеют 4 створки и 4 стрекательные капсулы (рис. 1, 5; см. вкл.) и два амебоидных зародыша, т. е. в результате деления спорогенной клетки возникают 10 клеток, из которых слагается спора. Отличительной особенностью спор этого вида является не только наличие четырех стрекательных капсул и четырех створок, но также существование в них двух одноядерных спороплазм, из которых меньшая находится внутри большей. Эта последняя черта характерна также и для *K. lunata*, описанной Ломом с соавторами. На некоторых снимках можно видеть, что цитоплазма внутренней клетки сообщается с цитоплазмой наружной клетки с помощью цитоплазматического мостика (рис. 2, 1, 2, стрелки).

Отсутствие данных об образовании зиготы и начальных стадий заражения ю рыб не дает пока возможности высказать окончательное суждение о том, можно ли рассматривать появление этих разноразмерных спороплазм как развитие гетерогамии у миксоспоридий или нужно расценивать эту двуклеточную, похожую на панспоробласт стадию, как результат акселерации развития у этого вида, что выражается в смещении полового процесса и процесса превращении зиготы в молодого трофозоита с одним вегетативным ядром и одной генеративной клеткой на более раннюю стадию — стадию споры. Если бы последняя версия об акселерации оказалась верной, то стали бы объяснимы казавшиеся раньше неправдоподобными сведения о представителях рода *Kudoa* из мышц палтуса (цит. по: Mitchell, 1977), согласно которым флукутации температур (перепады от 4 до 20° или замораживание при 16° с последующим оттаиванием в течение 8 ч при комнатной температуре) приводят к исчезновению спор

и появлению активных трофозоитов в пробах инфицированных мышц. Другими словами, споры не выводятся в воду, а половой процесс совершается тут же, в тканях того же хозяина; здесь же зигота превращается в молодого плазмодия.

Для оценки этой версии необходимо было бы провести цитофотометрические исследования количества ДНК в ядре наружной и внутренней клеток. Если это уже трофозоит, возникший после полового процесса, то ядра его должны быть диплоидны. Если это так, то в спорах ранних стадий развития в этом случае можно было бы ожидать встретить либо два одноядерных, либо одного двуядерного амебоида, не прошедших еще полового процесса, а потому с гаплоидными ядрами. Следует отметить, что двуядерный амебоид в споре нам встретился (рис. 2, 3; см. вкл.). Измерение количества ДНК в этих ядрах двуядерных и двуклеточных амебоидов должно помочь разобраться в этих данных.

Поскольку описанное строение амебоидного зародыша характерно не только для *K. quadratum*, но и для *K. lunata*, то, возможно, что это результат эволюции рода в ходе приспособления его к биологии хозяина.

Морфогенез в капсулогенных и в вальвогенных клетках *K. quadratum* совершается по общей для миксоспоридий схеме, с той только разницей, что здесь имеется по 4 клетки того и другого сорта. Вначале округлые или округло-овальные вальвогенные клетки занимают периферическое положение, располагаясь снаружи остальных клеток спорообразовательниц. В результате уплотнения цитоплазмы клеток, дегенерации их ядер и других органоидов вальвогенные клетки превращаются в довольно тонкие створки споры (18 нм). Сочленение соседних створок представлено перекрывающими друг друга краями створок, между которыми имеется фибрillлярный материал (рис. 2, 3; Успенская, 1984). Подобно тому как это было описано Вейднером и Оверстритом (Weidner, Overstreet, 1979) для *Fabespora vermicola*, паразитирующей в trematodaх рыб, у *Kudoa quadratum* в месте сочленения створки со стрекательной капсулой имеется образование в виде крышечки или шапочки периодической структуры (рис. 2, 3, 4). Вейднер и Оверстрит считают, что у *Fabespora vermicola* это образование имеет отношение к стрекательному аппарату и ответственно за выстrelивание стрекательной нити. Периодически (через правильные интервалы) расположенные электронноплотные участки они трактуют как каналы, проходящие от наружной поверхности шапочки к стрекательной капсule (рис. 2, 4). Поскольку у *Kudoa quadratum* спора имеет 4 капсулы и 4 створки, то и шапочек тоже 4.

Развитие стрекательного аппарата начинается с появления пузырьковидного зачатка. Как уже было сказано, он появляется на ранней стадии дифференцировки капсулогенной клетки. Затем зачаток растет и дифференцируется на собственно капсулу и на наружную трубку стрекательной нити (рис. 1, 6). Здесь следует отметить, что у *Fabespora vermicola* Вейднер и Оверстрит (Weidner, Overstreet, 1979) не наблюдали образования наружной трубки стрекательной нити и на этом основании считают, что развитие стрекательной нити у этого вида происходит внутри капсулы.

В случае *Kudoa quadratum*, как и у других изученных нами миксоспоридий, наружная трубка стрекательной нити хорошо развита и при образовании собственно стрекательной нити происходит вворачивание трубки внутрь капсулы (рис. 2, 3, 4). На ранней стадии развития стрекательного аппарата капсулогенные клетки содержат крупное ядро, хорошо развитую шероховатую эндоплазматическую сеть, относительно крупные митохондрии. По мере роста стрекательной капсулы ядро оттесняется к периферии клетки, а затем постепенно дегенерирует. После завершения спорообразования во всем плазмодии последний разрушается, резорбируется мембрана лизированного паразитом мышечного волокна и споры попадают в межклеточное пространство и их можно встретить в разных участках мускулатуры бычка.

Выявленные под электронным микроскопом особенности спорогенеза *K. quadratum* (двуклеточный амебоидный зародыш, возможное отсутствие панспоробласта в начале спорогенеза) представляют значительный теоретический интерес и требуют дальнейшего изучения как методами электронной микроскопии, так и методами цитофотометрии. Расшифровка этих данных может пролить свет на эволюцию группы и на эволюцию жизненного цикла миксоспоридий в целом. Сходство деталей строения спор у *Kudoa quadratum* и *Fabespora vermicola* может послужить примером конвергентной или параллельной эволюции внутри группы в связи с адаптацией к сходным условиям паразитирования, либо оно может раскрыть интересные генетические связи в пределах типа.

Л и т е р а т у р а

Успенская А. В. Изучение ультратонкого строения и цитохимических особенностей *Kudoa quadratum* (Thelohan, 1895) (Myxosporidia, Multivalvulae). — В кн.: Тез. докл. симпоз. по паразитологии морских организмов. Л., 1981, с. 107—108.

Успенская А. В. Ультратонкое строение так называемых «цист» миксоспоридий. — Паразитология, 1982, т. 16, вып. 1, с. 13—17.

Успенская А. В. Цитология миксоспоридий. Л., Наука, 1984. 112 с.

Lom J., Dykova I., Lhotakova S. *Kudoa lunata* n. sp. (Myxozoa, Myxosporea) and nature of muscular «cysts» of the genus *Kudoa*. — Arch. Protistenk. 1983, Bd 127, S. 387—397.

Mitchell L. G. Myxosporidia. — In: Parasitic protozoa / Ed. J. P. Kreier Ohio State, 1977, vol. 4, p. 115—155.

Weidner E., Overstreet R. M. Sporogenesis of a Myxosporidian with motile spores. — Cell Tissue Res., 1979, vol. 201, p. 331—342.

Yamamoto T., Sanders J. E. Light and electron microscopic observations of sporogenesis in the Myxosporidia Ceratomyxa shasta. — J. Fish Diseases, 1979, vol. 2, N 5, p. 411—428.

Институт цитологии АН СССР,
Ленинград

Поступила 26.04.1985

PECULIARITIES OF KUDOA QUADRATUM (MYXOSPORIDIA) SPOROGENESIS REVEALED BY ELECTRON MICROSCOPY

A. V. Uspenskaya

S U M M A R Y

Electron microscopy study of sporogenesis in *Kudoa quadratum* has been made. The following peculiarities in sporogenesis of the species were noted: two-cellular sporoplasm, possible development of spore without pansporoblast formation. The question of the existence of heterogamy in Myxosporidia or acceleration of trophozoite development is being discussed.

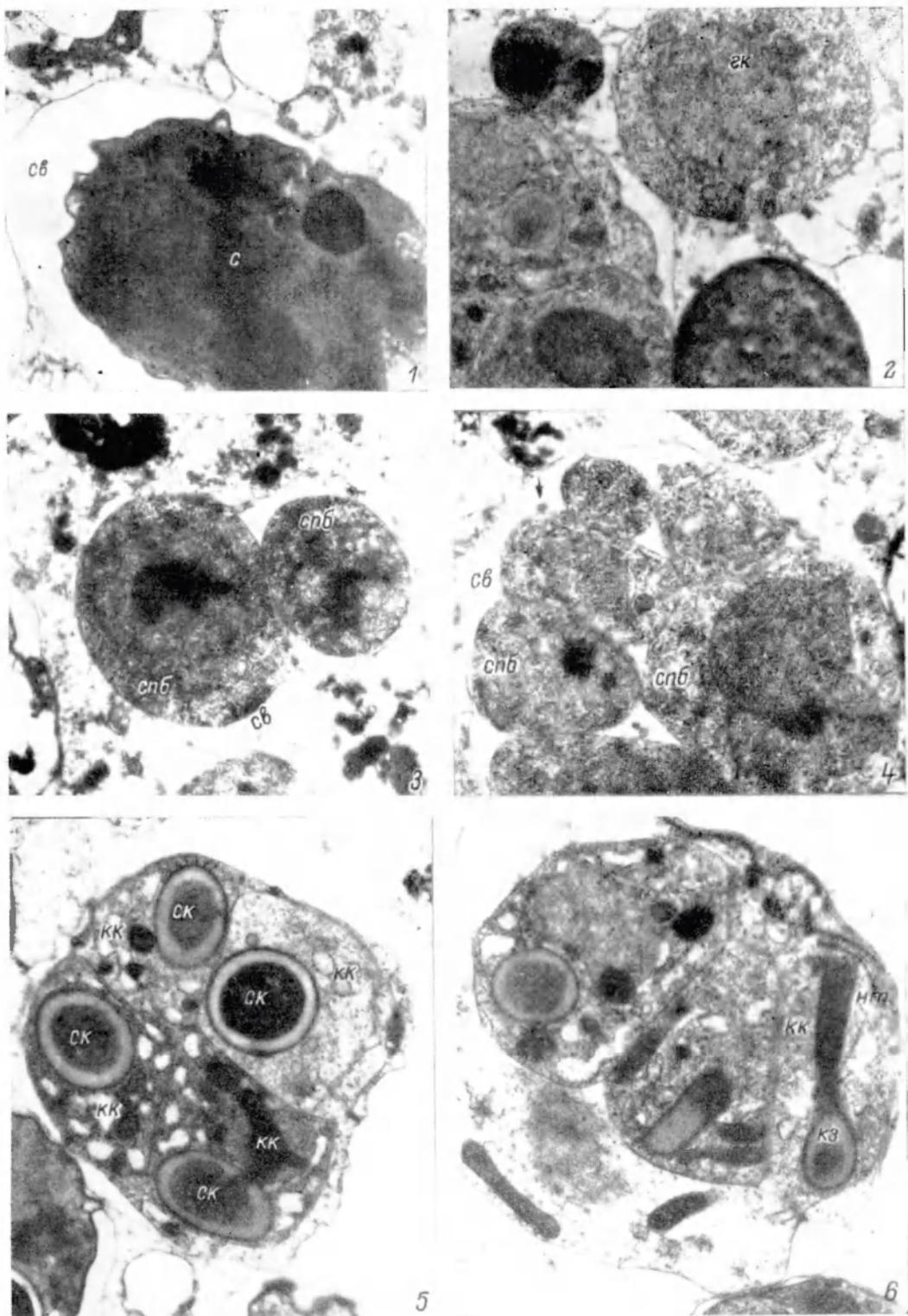


Рис. 1. Стадии моноспорового спорогенеза *Kudoa quadratum*.

1 — закладка спор по одной, каждая в своей спорофорной вакуоли; 2 — генеративная клетка; 3 — деление генеративной клетки; 4 — стадия спорогенеза с большим количеством споробластов, стрелки указывают на остаточные тельца, возможно, принадлежавшие дегенерировавшей наружной клетке панспоробласта; 5 — четыре капсулогенные клетки со стрекательной капсулой в каждой из них; 6 — ранняя стадия развития стрекательного аппарата: гк — генеративная клетка, нм — зародыш стрекательной капсулы, кк — капсулогенная клетка, нт — наружная трубка стрекательной нити, с — спора, св — спорофорная вакуоль, ск — стрекательная капсула, спб — споробласти.

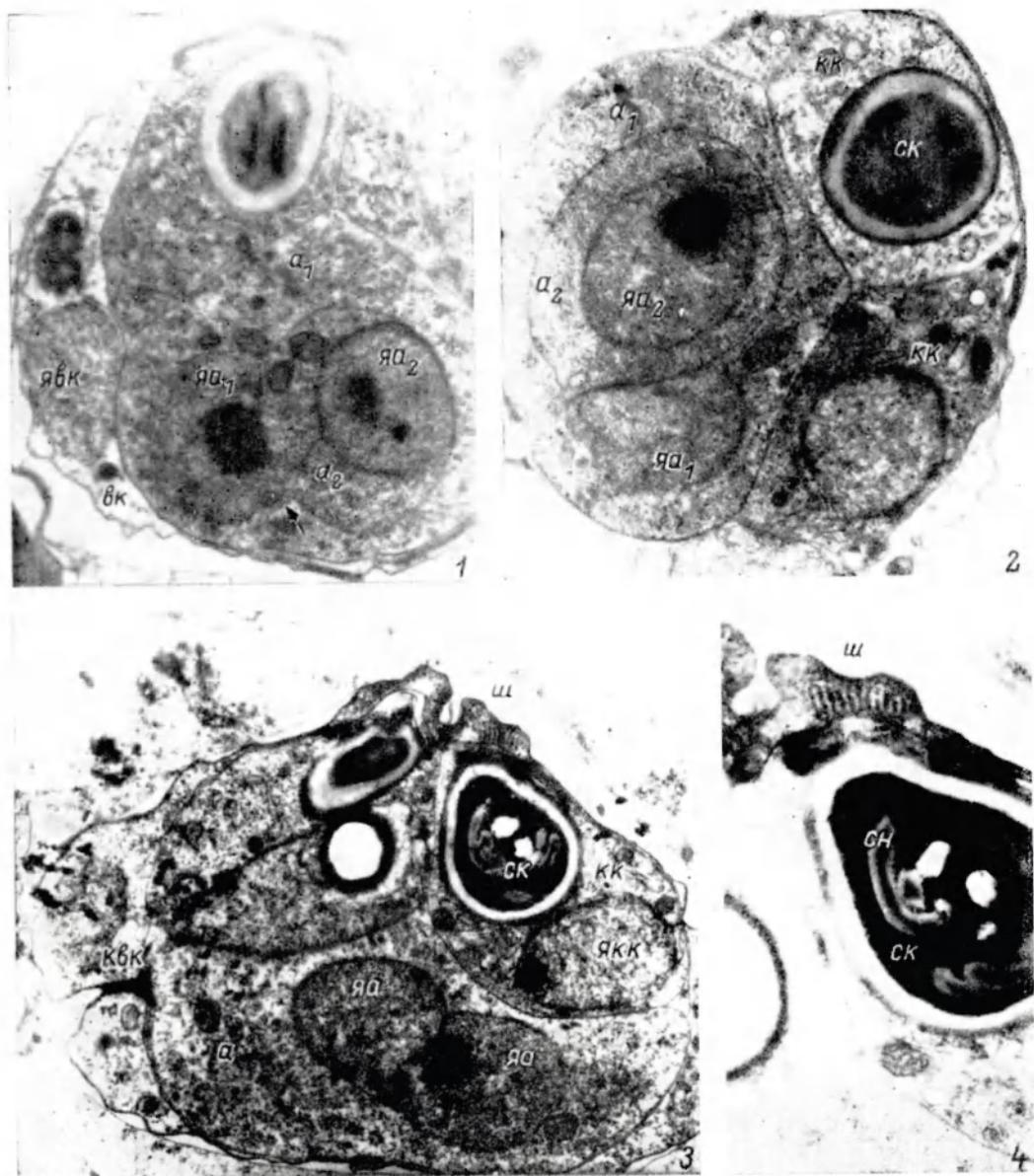


Рис. 2. Особенности спорогенеза *Kudoa quadratum*.

1, 2 — спора, содержащая двухклеточный амебоидный зародыш, меньшая клетка заключена внутри большей; 3 — спора, содержащая один двухядерный амебоидный зародыш, видны шапочки двух стрекательных аппаратов; 4 — строение шапочки, в стрекательной капсule видны витки ввернутой стрекательной нити: а — амебоидный зародыш; a_1 — наружная клетка амебоидного зародыша, a_2 — внутренняя клетка амебоидного зародыша, $вк$ — вальвогенная клетка, $квк$ — контакты вальвогенных клеток, $сн$ — стрекательная нить, $ш$ — шапочка, $я$ — ядро амебоидного зародыша, $я_1$ — ядро наружной клетки амебоидного зародыша, $я_2$ — ядро внутренней клетки амебоидного зародыша, $явк$ — ядро вальвогенной клетки, $якк$ — ядро капсулогенной клетки.

Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.